Vestnik zoologii, **43**(1): 39–50, 2009

УДК 575.2:597:551.2(477)

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КИТАЙСКОГО, *CARASSIUS AURATUS*, И СЕРЕБРЯНОГО, *C. GIBELIO*, КАРАСЕЙ (CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE) В ВОДОЕМАХ УКРАИНЫ

С. В. Межжерин, С. В. Кокодий

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601
E-mail: mezh@izan.kiev.ua

Принято 24 сентября 2008

Морфологическая изменчивость и дифференциация китайского, *Carassius auratus*, и серебряного, *C. gibelio*, карасей (Cypriniformes, Cyprinidae) в водоемах Украины. Межжерин С. В., Кокодий С. В. — Анализ морфологической изменчивости и дифференциации двуполого *Carassius auratus* Linnaeus, 1758, трех клонов однополого *C. gibelio* Bloch, 1782 и гибридов *C. auratus* x *C. gibelio* проведен по 20 пластическим и 6 меристическим признакам. Установлено, что фактор видовой принадлежности оказывает в высшей степени достоверное влияние на изменчивость большей части признаков. Несмотря на это, при попарных сравнениях биотипов все без исключения признаки существенно трансгрессируют, что не позволяет использовать их в практической диагностике. Применение комплекса всех признаков дает средний уровень дискриминации 5 форм на уровне 86%. Показано, что по индексам тела, прежде всего, дифференцируются клоны *C. gibelio*, а по элементам в меристических структурах особи *C. auratus* в большей степени отличаются от *C. gibelio* s. l. Сделан вывод, что надежное разграничение особей двуполого и однополого карасей или идентификация клонов последнего осуществимы только по генным маркерам в сочетании с цитометрическими показателями. В то же время, использование морфологических признаков возможно в некоторых случаях для однородных поселений на достаточно больших сериях и лишь с учетом половой структуры популяции.

Ключевые слова: *Carassius auratus*, *Carassius gibelio*, гиногенез, клоны, морфологическая изменчивость.

Morphological Variability and Differentiation of the Goldfish, *Carassius auratus*, and Prussian Carp *C. gibelio,* (Cypriniformes, Cyprinidae) in Reservoirs of Ukraine. Mezhzherin S. V., Kokodiy S. V. — Morphological variability and differentiation bisexual *Carassius auratus* Linnaeus, 1758, three clones unisexual *C. gibelio* Bloch, 1782 and hybrids *C. auratus* x *C. gibelio* on 20 plastic and 6 meristic characters are analyzed. It is established, that the factor of a specific accessory renders extremely authentic influence on variability of the most characters. Despite it, at paired comparisons all without exception characters essentially transgress, that does not allow to use them in practical diagnostics. Application of a complex of all characters gives an average level of discrimination of 5 forms at a level of 86%. It is shown, that clones *C. gibelio* are differentiated, first of all, on indexes of a body, and individual *C. auratus* in the greater degree differs from *C. gibelio* s. l in number of elements in meristic structures. Reliable differentiation of individuals of bisexual and unisex crucians or identification of clones of the last is shown to be really feasible only on gene markers in a combination with cytometric parameters. At the same time, use of morphological characters is possible in some cases for homogeneous settlements on series large enough and with taking into account sexual structure of a population.

Key words: *Carassius auratus*, *Carassius gibelio*, gynogenesis, clones, morphological variation.

Введение

Вопросы структуры, изменчивости и таксономии диплоидно-полиплоидных групп животных являются одними из самых актуальных в систематических и популяционно-генетических исследованиях пресноводных рыб. Примером такой сложной группы является комплекс серебряных карасей, представленный в водоемах Дальнего Востока несколькими видами и гибридными формами с разной

степенью плоидности (Shimuzu et al., 1993; Luo et al., 1999; Zhou et al., 2000; Marakami et al., 2001 и др.), окончательное количество которых до сих пор не установлено (Васильева, Васильев, 2000). Европейские серебряные караси представлены двумя формами, которым в последнее время склонны придавать статус видов (Богуцкая, Насека, 2004; Kottelat, 1997). Двуполый амфидиплоидный карась китайский — *Carassius auratus* Linnaeus, 1758, имеющий равное соотношение самок и самцов в популяциях, был интродуцирован в водоемы Украины, очевидно, в 60-х гг. (Демченко, 1981) и сейчас стал одним из самых массовых промысловых видов. Однополый карась серебряный — *Carassius gibelio* Bloch, 1782, очевидно, заселил водоемы Восточной Европы еще в XIX в., так как вплоть до 60-х гг. XX ст. именно эта форма отмечалась в водоемах Европейской части бывшего СССР (Головинская и др., 1965). Этот однополый карась — триплоидный (Черфас, 1966), а значит, с учетом амфидиплоидности представителей рода *Carassius* Jarocki, 1822, имеет гексаплоидную структуру генома. Самцы у триплоидных карасей встречаются единичными экземплярами (Горюнова, 1960; Головинская и др., 1965), а размножение у них происходит с помощью гиногенеза (Головинская, Ромашов, 1947; Черфас, 1987). Известны у однополых карасей и случаи гермафродитизма (Горюнова, 1960).

Сравнительный анализ морфологической структуры двуполого и однополого карасей показал (Васильева, 1990), что устойчивые достоверные различия между ними по большинству морфологических признаков отсутствуют, а имеющиеся не дают возможности диагностировать эти виды на уровне индивидуальных особей.

Детальное исследование генетической структуры серебряных карасей Украины показало, что на большей части территории страны доминирует карась китайский, тогда как поселения однополого карася серебряного сохранились на севере и на северо-востоке (Межжерин, Лисецкий, 2004 а, б; Межжерин, Кокодий, 2006; 2008). При этом по набору биохимических генных маркеров *C. gibelio* можно разделить как минимум на три клоновые формы (Межжерин, Кокодий, 2008), отличающиеся наборами константно гетерозиготных спектров. Можно предположить, что между клонами, берущими начало от разных родительских видов, будут существовать определенные морфологические различия и, следовательно, диагностика *C. auratus* x *C. gibelio* должна проводиться с учетом особенностей каждой из клоновых форм.

Цель настоящего исследования состояла в проведении анализа морфологической изменчивости групп серебряных карасей по пластическим и меристическим признакам, конечной задачей которого явилось: описание межвидовой изменчивости и оценка дискриминации особей двуполого *C. auratus* и однополого *C. gibelio* s. l. карасей, а также клоновых форм *C. gibelio* s. l. друг от друга.

Материал и методы

Основой исследования послужили 367 особей большей частью половозрелых серебряных карасей, собранные в 2006 г. из 14 водоемов северо-восточной части Украины, которые относятся к Деснянскому водосборному бассейну. Выборки взяты из небольших изолированных водоемов г. Нежина (51°03’41,93’’N 31°51’03,00’’E), Нежинского р-на: урочище Ветхое (51°03’46,47’’N 31°49’29,07’’E), с. Перебудова (51°01’35,57’’N 32°04’11,57’’E), с. Кунашевка (51°02’0,34’’N 32°0’54,60’’E); с. Ядуты (51°22’49,10’’N 32°20’52,90’’E) Борзнянского р-на Черниговской обл. и сел Очкино (52°13’11,39’’N 33°22’36,32’’E), Крендиновка (52°14’11,16’’N 33°27’59,73’’E) и Мефедовка (52°16’47,98’’N 33°27’02,01’’E) Середино-Будского р-на Сумской обл.

В соответствии с известными рекомендациями (Правдин, 1966) использованы 20 пластических признаков: максимальная длина тела (*L*), промысловая длина тела (*l*), наибольшая высота тела (*H*), наименьшая высота тела (*h*), длина хвостового стебля (*pl*), антедорсальное расстояние (*aD*), постдорсальное расстояние (*pD*), длина спинного плавника (*lD*), высота спинного плавника (*hD*), длина анального плавника (*lA*), высота анального плавника (*hA*), длина грудных плавников (*lP*), длина брюшных плавников (*lV*), расстояние между *P* и *V* (*PV*), расстояние между *A* и *V* (*AV*), длина головы (*c*), высота головы (*hc*), длина рыла (*ry*), диаметр глаза (*o*), заглазничное расстояние (*po*). Индексация промеров туловища и плавников, длины головы проведены к промысловой длине, а промеров головы к ее длине. Меристические признаки: число ветвистых лучей в анальном (*A*), спинном (*D*), грудном (*P*) и брюшном (*V*) плавниках, число чешуй в боковой линии (l. l.) и число жаберных тычинок (*sp. br.*) просчитывали в случае билатеральности признака по двум сторонам тела. Возраст карасей определяли по стандартной методике (Правдин, 1966).

Наряду с *C. auratus* проанализированы три клоновые формы *C. gibelio*, четко отличающиеся друг от друга набором константно гетерозиготных спектров (табл. 1), а также гибриды *C. auratus* x *C. gibelio*, которые идентифицированы по размерам эритроцитов, соответствующим триплоидным особям (Межжерин, Лисецкий, 2004 а, б).

Статистическая обработка проведена по пакету программ Statistica v. 6.

Результаты

Однополая структура клоновых форм *C. gibelio* и гибридов *C. auratus* x *C. gibelio,* с одной стороны, и двуполая почти с равным соотношением самцов и самок у

Таблица 1. Наборы диагностических генотипов и аллелей, позволяющих отличить виды и клоновые формы серебряных карасей

Table 1. Diagnostic genotypes and allelic pools of goldfishes biotypes

Генетическая форма	n	Генотипы и аллели
C. gibelio-1	122	*Aat*-1^{abb}, *Aat*-$2^{\underline{a}cc}$, *Es*-1^{abc}, *Gpi*-$1^{bb\underline{c}}$, *Gpi*-2^{bc}, *Pt*-2^{ab}, *Tf* ^{aac}
C. gibelio-2	66	*Es*-1^{ab}, *Gpi*-1^{aab}, *Gpi*-2^{bc}, *Pt*-2^{ab}, *Tf* ^{ab}
C. gibelio-3	8	*Aat*-$2^{\underline{b}cc}$ *Es*-1^{ab}, *Gpi*-1^{abb}, *Gpi*-2^{bc}, *Pt*-2^{ab}, *Tf* ^{ab} *Es*-1^{ab},
C. auratus	145	*Aat*-1^{a}, *Aat*-1^{b}, *Aat*-2^{c}, *Es*-1^{a}, *Es*-1^{b}, *Es*-1^{c}, *Gpi*-1^{a}, *Gpi*-1^{b}, *Gpi*-2^{a}, *Gpi*-2^{b}, *Gpi*-2^{c}, *Tf* ^{a}, *Tf* ^{b}, *Tf* ^{c}, *Tf* ^{d}, *Tf* ^{e}, *Tf* ^{f}, *Tf* ^{g}
C. auratus x *C. gibelio*-2*	15	

* По спектрам особи этого биотипа от *C. auratus* не отличаются.
The individuals of this biotype do not differ from *C. auratus* on spectra.

C. auratus, с другой, требуют при анализе межвидовой дифференциации учета фактора половой изменчивости. Дисперсионный анализ показал, что ни по длине тела, ни по возрасту самцы и самки *C. auratus* не отличались. Незначительными были различия и по меристическим признакам: достоверное влияние пола ($p = 0{,}01$) обнаружено только на изменчивость числа жаберных тычинок на правой дуге. Тогда как изменчивость ряда пластических признаков, в особенности характеризующих размеры и размещение плавников, оказалась четко зависимой ($p < 0{,}001$) от половой принадлежности особей. Так, у самцов достоверно выше спинной, длиннее грудной и брюшной плавники, длиннее хвостовой стебель и короче расстояние *PV*. Поэтому меристические признаки *C. auratus* изучали без учета пола, тогда как из анализа пластических признаков были исключены самцы, на долю которых пришлась половина исследованных рыб.

Дисперсионный анализ показал, что для 15 индексов межвидовая (межклоновая) компонента изменчивости достоверна в высшей степени ($p < 0{,}001$), для трех (*pD*, *lA*, *VA*) находится на нижнем пороге достоверности ($p < 0{,}05$) и в одном случае (*o*) недостоверна. Средние значения, стандартная ошибка и пределы варьирования самых изменчивых пластических признаков представлены в таблице 2. Несмотря на то, что в подавляющем большинстве попарных сравнений различия по средним были высоко достоверны, не удалось найти хотя бы один нетрансгрессирующий индекс. Это значит, что диагностика европейских форм комплекса серебряных карасей по единичным пластическим признакам нереализуема.

Проведенный дискриминантный анализ по комплексу пластических признаков показал, что средний уровень правильного определения одной из пяти форм составляет порядка 80%, но при этом ни одна из них не диагностируется на уровне выше 90% (табл. 3). Как это не странно, более надежной оказалась дискриминация клоновых форм, а не видов друг от друга. При исключении из анализа особей *C. auratus* и гибридов *C. auratus* x *C. gibelio* диагностичность трех триплоидных форм повышается до 95,3%. В результате особи формы *C. gibelio*-1 определяются на 95%, *C. gibelio*-2 — на 97% и *C. gibelio*-3 — на 88%. Аналогичный анализ, направленный на различение диплоидных *C. auratus* и *C. gibelio*, дает уровень дискриминации порядка 83%. При этом экземпляры *C. gibelio* определяются на 93%, а *C. auratus* — только на 58%.

Неоднозначный характер морфологической дифференциации двуполого и однополого карасей, определенный при многомерном анализе, просматривается и по отдельным признакам. Дело в том, что карась китайский почти не имеет индексов, четко отличающих его сразу от всех трех форм однополого карася, поскольку средние значения, полученные для большинства признаков *C. auratus*, ложатся в разброс значений клоновых форм *C. gibelio* (рис. 1, 2, табл. 2). Поэтому особенности двуполой формы по сравнению с однополой заключается

Таблица 2. Средние значения (M), стандартная ошибка (m), пределы изменчивости (Lim) биологически и морфологических показателей: возраста (A), длины тела (l) и ряда индексов тела (%) у *C. auratus* и *C. gibelio*

Table 2. Average values (M), standard error (m), variability limits (Lim) of biologically and morphological characters: age (A), length of a body (l) and indexes of a body (%) at gold fishes biotypes *C. auratus* and *C. gibelio*

Признак	*C. auratus* (n = 71)		*C. auratus* x *C. gibelio* (n = 15)		*C. gibelio*-1 (n = 122)		*C. gibelio*-2 (n = 66)		*C. gibelio*-3 (n = 8)	
	M ± m	Lim	M ± m	Lim	M ± m	Lim	M ± m	Lim	M ± m	Lim
A, гг.	3,57 ± 0,08	2–7	3,55 ± 0,1	2–7	3,38 ± 0,1	2–5	3,88 ± 0,23	3–5	4,13 ± 0,19	3–5
l, mm	103 ± 2,7	67–199	109 ± 2,14	63–191	93,8 ± 2,32	59–148	89,4 ± 3,65	76–101	107 ± 6,73	68–148
L	124,4 ±0,48	118,2–146,5	125,9 ±0,83	119,9–133,1	126,4 ±0,27	119,4–146,2	124,4 ±0,18	120,7–127,9	126,7 ± 0,50	124,6–129,0
H, %	36,8 ± 0,21	32,5–40,9	36,6 ± 0,53	33,1–39,6	36,7 ± 0,22	29,9–42,7	38,8 ± 0,16	35,9–42,5	35,4 ± 0,32	34,2–36,9
h, %	14,0 ± 0,10	12,0–16,0	13,5 ± 0,25	12,2–15,2	13,9 ± 0,06	12,0–15,5	14,3 ± 0,09	12,8–15,9	13,3 ± 0,16	12,6–14,0
aD, %	49,7 ± 0,26	43,9–55,4	50,2 ± 0,58	47,1–55,4	50,5 ± 0,13	46,9–56,1	51,1 ± 0,19	48,7–55,7	50,5 ± 0,67	48,8–54,4
pl, %	16,5 ± 0,14	13,6–19,1	16,6 ± 0,36	14,8–19,4	17,0 ± 0,07	15,2–19,5	16,8 ± 0,12	14,8–19,3	18,2 ± 0,38	16,4–19,3
lD, %	36,0 ± 0,22	31,2–41,8	35,9 ± 0,49	31,8–39,2	34,2 ± 0,14	26,2–38,6	35,9 ± 0,17	31,4–38,9	33,7 ± 0,36	32,0–35,6
hD, %	16,3 ± 0,17	12,9–21,4	16,7 ± 0,37	14,7–19,6	16,6 ± 0,10	13,7–19,5	16,8 ± 0,12	13,9–18,7	18,2 ± 0,46	16,6–20,1
lA, %	11,0 ± 0,11	8,6–12,6	10,8 ± 0,26	9,0–12,9	10,7 ± 0,06	8,5–12,2	11,0 ± 0,09	9,5–12,6	10,9 ± 0,17	10,2–11,5
hA, %	14,7 ± 0,13	12,7–18,0	15,0 ± 0,22	13,6–16,5	14,4 ± 0,08	11,8–17,4	15,1 ± 0,08	13,3–16,3	16,3 ± 0,29	15,4–17,7
lP, %	18,7 ± 0,17	16,2–23,6	19,1 ± 0,33	16,8–21,8	19,2 ± 0,09	16,3–21,9	18,7 ± 0,09	17,0–20,6	20,1 ± 0,24	18,5–20,8
lV, %	20,5 ± 0,16	18,2–27,0	20,3 ± 0,25	19,0–22,2	20,3 ± 0,10	15,8–22,5	20,2 ± 0,11	17,4–22,5	22,1 ± 0,25	21,0–22,9
P-V, %	20,7 ± 0,15	17,5–25,4	20,0 ± 0,25	18,9–21,6	21,4 ± 0,12	18,0–25,1	20,3 ± 0,14	17,4–22,7	18,1 ± 0,27	16,9–19,1
V-A, %	30,1 ± 0,14	27,8–32,7	30,4 ± 0,42	27,4–33,2	29,5 ± 0,15	24,1–34,0	29,8 ± 0,19	20,7–32,8	29,4 ± 0,59	26,6–31,7
c, %	28,5 ± 0,17	25,3–31,7	28,9 ± 0,44	25,8–32,1	29,4 ± 0,10	26,6–31,5	28,4 ± 0,10	26,9–30,5	29,8 ± 0,25	28,9–30,9
hc, %	90,4 ± 0,54	75,9–101,8	88,7 ± 1,33	81,9–100,6	90,5 ± 0,37	84,2–103,6	92,3 ± 0,50	83,3–105,7	87,7 ± 0,67	84,8–90,8
r, %	34,4 ± 0,24	28,2–37,8	33,3 ± 0,70	28,8–37,7	33,0 ± 0,17	27,5–38,1	34,8 ± 0,28	26,7–39,1	32,3 ± 0,77	29,6–35,3
po, %	48,4 ± 0,19	43,9–51,9	48,3 ± 0,40	45,0–51,4	49,2 ± 0,15	46,2–53,3	48,2 ± 0,22	43,6–53,1	48,3 ± 0,42	47,1–50,4

Таблица 3. Показатели надежности дискриминации (%) видов и клонов серебряных карасей по пластическим признакам

Table 3. Reliability of discrimination (%) of gold fish biotypes by plastic characters

Вид/Клон	№	n, %	1	2	3	4	5
C. auratus	1	68,1	49	4	9	9	1
C. auratus x *C. gibelio*	2	57,1	2	8	3	1	0
C. gibelio-1	3	89,3	6	0	108	7	0
C. gibelio-2	4	80	12	0	1	52	0
C. gibelio-3	5	87,5	0	0	0	1	7
Всего		80	69	12	121	70	8

Примечание. n, % — доля правильно определенных особей.
Note. n, % — percent of correctly identified specimens.

в некоторой тенденции уменьшения «оперенности» *C. auratus*, которая проявляется в укорочении хвостового стебля, грудного и брюшного плавников, уменьшении высоты спинного плавника.

Из шести меристических признаков один (*A*) у исследованных карасей не варьировал вообще, а изменчивость еще одного (*V*) не была статистически значимой при межвидовых сравнениях. Изменчивость четырех остальных, три из которых билатеральны, была высоко достоверной ($p < 0,001$) для видов и форм карасей (табл. 4). Следует подчеркнуть, что межгрупповая изменчивость, как и в случае пластических признаков, носит трансгрессивный характер и по ним также невозможно различить не только формы *C. gibelio*, но и разделить *C. auratus* и *C. gibelio* (рис. 3, 4). Следует подчеркнуть, что за исключением числа лучей в спинном плавике, у всех форм *C. gibelio* просматривается тенденция к нарастанию элементов меристических структур.

Дискриминация форм и видов серебряных карасей, проведенная по меристическим признакам (табл. 5), оказалась ниже (67,5%), чем при использовании

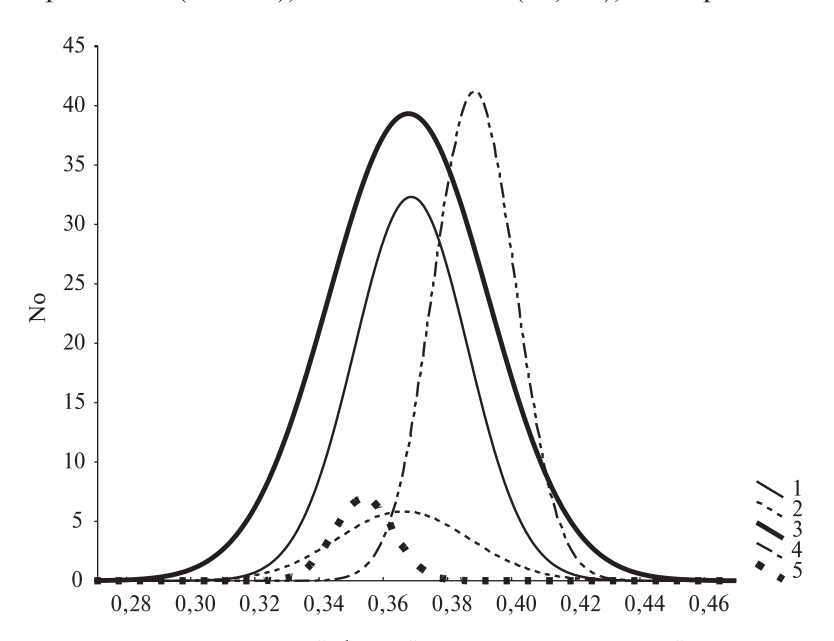


Рис. 1. Аппроксимированное нормальной формой распределение значений индекса максимальной высоты тела у карасей разных биотипов. По оси абсцисс значение индекса, по оси ординат — количество рыб. Условные обозначения: 1 — *C. auratus*, 2 — *C. auratus* x *C. gibelio*, 3 — *C. gibelio*-1, 4 — *C. gibelio*-2, 5 — *C. gibelio*-3.

Fig. 1. The distribution of values of an index of the maximum height of a body approximated by a normal form of gold fishes biotypes. On an axis of abscisses value of an index, on an axis of ordinates — number of fishes.

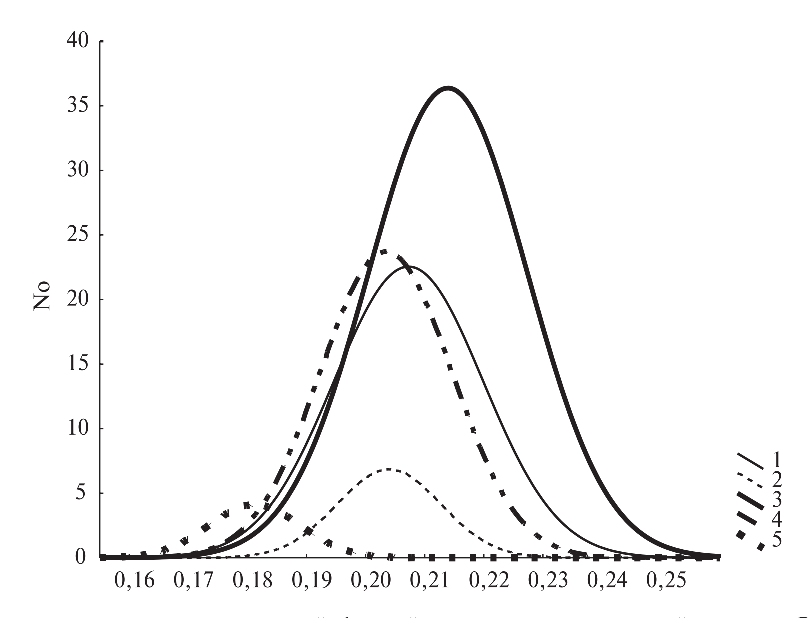


Рис. 2. Аппроксимированное нормальной формой распределение значений индекса *PV* у карасей разных биотипов. По оси абсцисс значение индекса, по оси ординат — количество рыб. Обозначения те же, что и на рисунке 1.

Fig. 2. The distribution of values of *PV* index approximated by a normal form of gold fishes biotypes. Legend as on fig. 1.

Таблица 4. Средние значения (M), стандартная ошибка (m) и пределы изменчивости (Lim) меристических признаков *C. auratus* и *C. gibelio* на правой (d) и левой (l) сторонах тела

Table 4. Mean (M), standard error (m), variability limits (Lim) of meristic characters on the right and left body sides of different gold fishes biotypes

Признаки и показатели		*C. auratus* (n = 145)	*C. auratus* x *C. gibelio* (n = 15)	*C. gibelio*-1 (n = 122)	*C. gibelio*-2 (n = 66)	*C. gibelio*-3 (n = 8)
D	M ± m	18,2 ± 0,08	18,2 ± 0,24	17,6 ± 0,08	18,3 ± 0,10	17,1 ± 0,23
	Lim	16–21	17–20	14–20	17–20	16–18
P_d	M ± m	17,7 ± 0,05	17,7 ± 0,21	18	17,97 ± 0,02	18
	Lim	15–18	15–18		17–18	
P_l	M ± m	17,7 ± 0,05	17,7 ± 0,21	18	17,97 ± 0,02	18
	Lim	15–18	15–18		17–18	
$l.\ l._d$	M ± m	30,5 ± 0,07	31,1 ± 0,15	31,2 ± 0,05	31,5 ± 0,08	30,3 ± 0,41
	Lim	27–32	30–32	30–31	30–33	29–32
$l.\ l._l$	M ± m	30,5 ± 0,07	31,0 ± 0,17	31,2 ± 0,05	31,5 ± 0,08	30,6 ± 0,18
	Lim	28–32	30–32	30–33	30–33	30–31
$Sp.\ br._d$	M ± m	44,8 ± 0,23	45,3 ± 0,78	48,0 ± 0,18	46,3 ± 0,28	47,6 ± 0,86
	Lim	38–51	39–49	41–52	41–51	43–51
$Sp.\ br._l$	M ± m	44,7 ± 0,23	45,1 ± 0,80	47,9 ± 0,18	45,9 ± 0,23	48,9 ± 0,79
	Lim	37–51	39–49	41–51	41–49	46–52

Примечание. d, l — правая, левая сторона тела.
Note. d, l — right and left body side.

пластических. Хотя в этом случае альтернативные свойства проявляют *C. gibelio* и *C. auratus*. Исключение из анализа *C. auratus* и гибридов *C. auratus* x *C. gibelio* практически не увеличило дискриминации форм *C. gibelio*. Не изменилась степень дискриминации и в сравнениях *C. auratus* и *C. gibelio* s. l.

Объединение меристических и пластических признаков до некоторой степени повысило общую дискриминацию, которая достигла уровня надежности

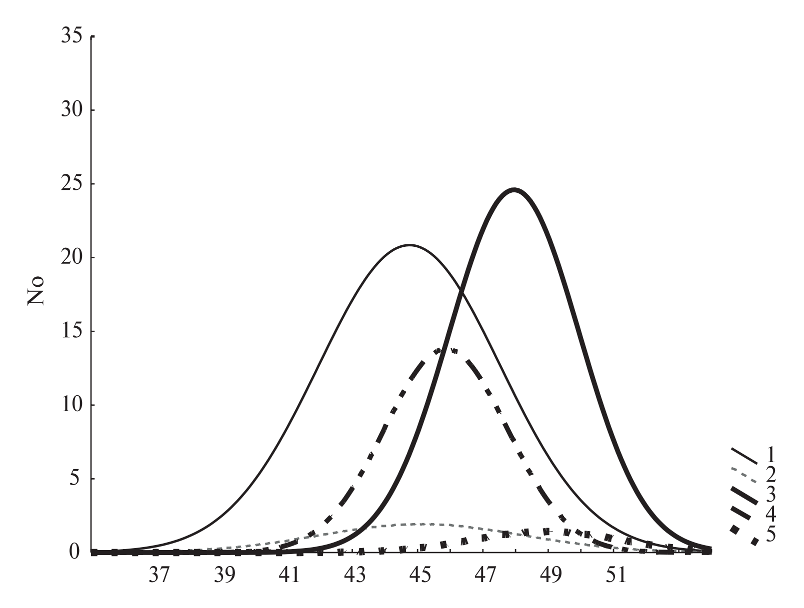


Рис. 3. Аппроксимированное нормальной формой распределение число жаберных тычинок (*sp. br.*) у карасей разных биотипов.

Fig. 3. The distribution of gill raker numbers by a normal form of gold fishes biotypes. Legend as on fig. 1.

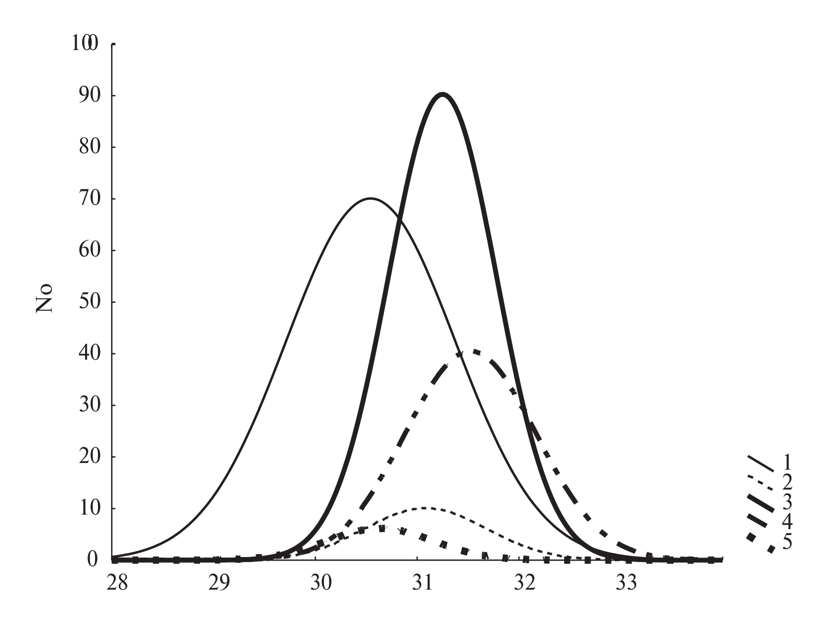


Рис. 4. Аппроксимированное нормальной формой распределение числа чешуй в боковой линии (*l. l.*) у карасей разных биотипов.

Fig. 4. The distribution number of scales in lateral line approximated by a normal form of gold fishes biotypes. Legend as on fig. 1.

(86%), что вполне нормально для диагностики гибридных форм. Надежнее всего идентифицируются особи *C. gibelio*-3 — 100% и *C. gibelio*-1 — 95%, хуже *C. gibelio*-2 — 89% и *C. auratus* — 75% и совсем слабо *C. auratus* x *gibelio* — 50%. Последнее вполне естественно, если учесть, что эта как бы вдвойне гибридная форма по набору генных маркеров не отличается от *C. auratus,* а идентифицируется только по размерам эритроцитов (Межжерин, Лисецкий, 2004; Межжерин, Кокодий, 2008).

Таблица 5. Показатели надежности дискриминации видов и клонов *C. auratus* и *C. gibelio* по меристическим признакам

Table 5. Reliability of discrimination (%) of gold fish biotypes by meristic charactersz

Вид/Клон	№	n, %	1	2	3	4	5
C. gibelio-1	1	82,6	100	6	0	0	15
C. gibelio-2	2	40	22	26	0	0	17
C. gibelio-3	3	12,5	5	0	1	0	2
C. auratus x *C. gibelio*	4	0	5	2	0	0	8
C. auratus	5	77,2	21	9	3	0	112
Всего		67,5	153	43	4	0	154

Примечание. n, % — доля правильно определенных особей.
Note. n, % — percent of correctly identified specimens.

Из общих тенденций морфологической дифференциации видов и клоновых форм серебряных карасей (табл. 6) можно сформировать представление о каждой из генетических форм и дать им краткую характеристику.

C. gibelio-1. Однополая форма, представленная исключительно самками и не образующая гибридов с *C. auratus* (Межжерин, Кокодий, 2008). По пластическим признакам меньше остальных отличается от *C. auratus* (табл. 2), зато достаточно контрастирует с другими клоновыми формами и особенно с *C. gibelio*-2. К признакам, отличающим от *C. auratus*, следует, прежде всего, отнести удлиненные плавники, а от остальных однополых форм невысокий и короткий анальный плавник, который и определяет необычайно большое расстояние *VA*. По меристическим признакам в большей степени, чем остальные формы *C. gibelio*, отличается от диплоидного вида, так как имеет увеличенное число жаберных тычинок и число чешуй в боковой линии (табл. 2). Характеризуется наибольшим среди клоновых форм соотношением длина/возраст (табл. 2).

C. gibelio-2. Практически однополая форма, самцов не больше 1—2%. Устойчив в однополых поселениях, в смешанных популяциях гибридизирует с *C. auratus* (Межжерин, Кокодий, 2008). Судя по соотношению возраст/длина тела — самый тугорослый, а по индексам высоты тела, головы и антедорсальному расстоянию — наиболее высокотелый из европейских серебряных карасей (табл. 2). Так же как и для диплоидного *C. auratus,* ему свойственны относительно короткие плавники. Характеризуется наибольшим числом чешуй в боковой линии и лучей в спинном плавнике (табл. 4). Среди клоновых форм имеет наименьшее число жаберных тычинок, хотя и достоверно больше, чем у *C. auratus.*

C. gibelio-3. Немногочисленная форма, отмечена только в смешанных с *C. auratus* популяциях, с которым может изредка гибридизировать (Межжерин, Кокодий, 2008). Имеет невысокий темп роста (табл. 2) и экстремальные значения целого ряда индексов тела и меристических признаков (табл. 2, 4). Характерно наименьшее число лучей в спинном плавнике и число чешуй в боковой линии, максимальное число жаберных тычинок на первой дуге. У карасей этой клоновой формы самые длинные плавники и невысокое тело, наибольшая длина головы и рыла, наибольшие значение *PV* и наименьшее *VA*.

C. auratus. Типичный двуполый амфидиплоидный китайский карась. Судя по соотношению возраст/длина тела, скорость роста у него выше, чем у *C. gibelio*. По пластическим признакам он не выделяется из ряда клоновых форм, хотя можно отметить его слабую «оперенность». Неслучайно, что дискриминация этого вида по пластическим признакам существенно уступает диагностике клоновых форм. Для особей *C. auratus* характерно наименьшее число жаберных тычинок.

C. auratus x *C. gibelio*. В эту группу включены гибридные формы *C. auratus* x *C. gibelio*-2 (13 экз.) и *C. auratus* x *C. gibelio*-3 (2 экз.). Среди гибридов такого рода

Таблица 6. Число достоверных различий ($p < 0,01$) в попарных сравнениях отдельных признаков, полученных с помощью дисперсионного анализа

Table 6. Number of significant differences ($p < 0.01$) in paired comparisons obtained with the variance dispersive analysis

Вид/форма	№	1	2	3	4	5
C. auratus	1	X	0	7 (7)	6 (3)	3 (1)
C. auratus x *C. gibelio*	2	0	X	5 (4)	3 (0)	2 (0)
C. gibelio-1	3	4 (3)	4 (3)	X	5 (3)	2 (1)
C. gibelio-2	4	3 (2)	4 (3)	13 (9)	X	4 (4)
C. gibelio-3	5	9 (4)	5 (3)	6 (6)	15 (2)	X

Примечание. В скобках даны различия с достоверностью $p < 0,001$. Ниже диагонали пластические признаки, выше — меристические.

Note. In brackets differences with reliability $p < 0.001$ are given. Plastic characters below the diagonal barabove, meristic characters above.

изредка встречаются самцы. Самое значительное соотношение возраст/длина, вероятно, является следствием гетерозиса, характерного для гибридов рыб. Морфологические признаки — промежуточные. Неслучайно диагностика этой формы в общей совокупности не превышает 50%. В наибольшей степени гибридная форма морфологически похожа на *C. auratus*, от которой отличается на невысоком уровне значимости ($p < 0,05$) большим числом чешуй в боковой линии и пропорциями *h*, *PV* и *pD* (табл. 6).

Обсуждение

Таким образом, морфологическая дифференциация однополых и двуполых карасей, на первый взгляд, кажется весьма значительной и на самом высоком уровне достоверности ($p < 0,001$) проявляется по 15 индексам из 19 и по 4 меристическим признакам из 6. Караси однозначно отличаются пропорциями тела, формой головы и степенью «оперенности», а также количеством элементов всех сильно варьирующих меристических признаков. При этом основной вклад в межгрупповую изменчивость пластических признаков вносят различия между однополыми формами карасей (в 15 случаях влияние фактора достоверно на уровне $p < 0,001$), тогда как при сравнении *C. auratus* с *C. gibelio*, взятым в качестве единой выборки, такая высокая степень достоверности проявляется только по 3 индексам (*aD*, *pl*, *lD*). По меристическим признакам ситуация иная: клоновые формы отличаются по трем признакам (*D, l. l., sp. br.),* а при сравнении китайского и серебряного карасей к ним добавляется еще один признак (*P*). Это подтверждает результаты дискриминантного анализа, согласно которому дифференциация этих карасей касается, в первую очередь, меристических структур, а по пластическим признакам отличаются, главным образом, однополые формы.

Тем не менее, несмотря на многочисленные достоверные различия, диагностика *C. auratus* или клонов *C. gibelio* по отдельным морфологическим признакам из-за высокой степени их трансгрессии оказалась невозможной, так как степень перекрывания во всех случаях была значительна (рис. 1—4). Использование многомерных подходов также не позволяет на практике однозначно различить особей *C. auratus* и *C. gibelio*, хотя для отдельных однополых форм степень дискриминации оказывается вполне приемлемой и выходит на уровень 95%. При этом следует учесть, что реальное использование многомерных подходов ограничено как необходимостью снятия большого количества признаков, так и высокой точностью этого метода, при котором эффект «руки» будет весьма значителен.

Так в чем же причины трансгрессивного характера межгрупповой изменчивости? Дело в том, что в данном исследовании сравниваются не диплоидные

виды рыб, а либо гибридные формы друг с другом, либо гибридные формы с одним из родительских видов, т. е. с *C. auratus*. Причем, судя по характеру электрофоретических спектров (Межжерин, Кокодий, 2008), геном именно этого вида представлен двойным набором хромосом. В результате вполне можно допустить, что *C. gibelio*-1 — это гибрид с геномной конституцией *C.* 2 *auratus* — sp.-1; *C. gibelio*-2 — гибрид двух самых близких в генетическом отношении видов, один из которых *C. auratus,* а второй — неизвестный вид *Carassius* sp.-2; а *C. gibelio*-3 соответственно имеет структуру *C.* 2 *auratus* — sp.-3. А раз так, то в случае аддитивного наследования количественных признаков, гибридные формы не просто будут иметь промежуточные значения диагностических для родительских видов признаков, но и некоторое их смещение в сторону *C. auratus*, что и определяет низкую разрешающую способность диагностики по морфологическим признакам.

Резко ограничивает возможность использования морфологических признаков в идентификации *C. auratus* и *C. gibelio* s. l. и высокая гетерогенность клоновых форм, которая реально сопоставима с различиями двуполого и однополого карасей. Кроме того, и двуполый серебряный карась по ареалу является видом весьма полиморфным. Поэтому следует учесть, что различия между карасями из разных водоемов могут нивелироваться как различиями в природных условиях популяций, так и неоднородностью поселений. Поскольку в выборках из однополых популяций может быть представлено несколько клонов, а в выборках из двуполых популяций может иметь место примесь особей *C. gibelio* или гибридов *C. auratus* x *C. gibelio*. К этому следует добавить, что, вероятнее всего, три выявленные в водоемах северо-западной части Украины клоновые формы явно не исчерпывают даже в пределах Европы всего разнообразия *C. gibelio*. Об этом косвенно свидетельствует сопоставление средних значений ключевых морфологических признаков, полученных для однополых карасей с территории Украины и Подмосковья (Васильева, 1990) и Чехии (Vetešnik et al., 2007). Причем, если по меристическим признакам наблюдаются общие тенденции в дифференциации однополых и двуполых форм, то по пластическим признакам таковые отсутствуют. Это значит, что новообнаруженные клоны могут характеризоваться своими морфологическими особенностями и вносить поправки в разработанную на других формах диагностику биотипов карасей. Очевидно, реальное определение отдельных особей возможно только на уровне генных маркеров, причем в сочетании с анализом плоидности генома. По морфологическим признакам определение клоновых форм ограничено. Надежно можно идентифицировать отдельные однополые популяции, например отличить поселения *C. gibelio*-1 от *C. gibelio*-2.

Неизбежно напрашивается вопрос: возможно ли установить родительские виды, давшие разнообразие триплоидных биотипов, базируясь на особенностях морфологии триплоидных гибридов? Обсуждавшиеся в литературе данные (Васильева, Васильев, 2000) и представленные материалы (Kalous et al., 2006) по морфологической структуре дальневосточных и, в частности, японских серебряных карасей, не дают на современном этапе достаточных оснований для четкой идентификации альтернативных *C. auratus* родительских видов. Если исходить из того, что у клоновых форм большее, чем у серебряного карася число жаберных тычинок и чешуй в боковой линии, то можно только предположить, что для *C. gibelio*-1 или *C. gibelio*-3 вторым родительским видом мог быть *C. grandoculis*, а для *C. gibelio*-2 — *C. langsdorfii*, характеризующийся меньшим, чем предыдущий вид, количеством элементов в упомянутых меристических структурах.

В заключение следует обсудить таксономический статусе триплоидной формы, которой в последнее время чаще присваивают статус вида. Действительно, триплоидная форма серебряного карася, называемая *C. gibelio*, — это самостоя-

тельная репродуктивная единица, существующая отдельно от диплоидной формы. Она характеризуется генетическими, морфологическими и биологическими особенностями, имеет свою историю расселения. Иными словами — это то, что обычно и называют единицей эволюции, с другой стороны, *C. gibelio* — это триплоидный гибрид, происходящий от нескольких диплоидных видов рода *Carassius* и формально так должен и определяться. Тем не менее отсутствие в кодексе зоологической номенклатуры такой категории, как гибрид, требует нетрадиционного решения проблемы. В этой связи интересен опыт исследований партеногенетических беспозвоночных, где статус вида придают всем полиплоидным апомиктических формам, несмотря на их полифилитичность и соответственно поликлональность (Jaenike et al., 1982; Terhivuo, Saura, 1990, 1993, 2003 и др.), которая в случаях, когда счет идет на сотни клонов, трактуется как гипервариабельность (Cywinska, Hebert, 2002).

Богуцкая Н. Г., Насека А. М. Каталог бесчелюстных и рыб пресноводных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. — М. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. — 389 с.

Васильева Е. Д. О морфологической дивергенции гиногенетической и бисексуальной форм серебряного карася Carassius auratus (Cyprinidae, Pisces) // Зоол. журн. — 1990. — **69**, вып. 11. — С. 97–110.

Васильева Е. Д., Васильев В. П. К проблеме происхождения и таксономического статуса триплоидной формы серебряного карася Carassius auratus (Cyprinidae) // Вопр. ихтиол. — 2000. — **40**, № 5. — С. 581–592.

Головинская К. *А., Ромашов Д. Д.* Исследование по гиногенезу у серебряного карася // Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыбн. хоз-ва. — 1947. — **4**. — С. 73–113.

Головинская К. А., Ромашов Д. Д., Черфас Н. Б. Однополые и двуполые формы серебряного карася (Carassius auratus gibelio Bloch) // Вопр. ихтиол. — 1965. — **5**, вып. 4. — С. 614–629.

Горюнова А. И. О размножении серебряного карася // Вопр. ихтиол. — 1960. — Вып. 15. — С. 106–110.

Демченко М. Ф. Некоторые вопросы биологии серебряного карася в Кременчугском водохранилище // Рыбное хозяйство. — 1981. — Вып. 32. — С. 43–47.

Межжерин С. В., Кокодий С. В. О полифилитичности европейского триплоидного карася Carassius gibelio // Доп. НАН України. — 2006. — № 7. — С. 169–174.

Межжерин С. В., Кокодий С. В. Поликлоновая структура европейских серебряных карасей Carassius auratus s. lato в водоемах Украины // Доп. НАН України. — 2008. — № 7. — С. 162–169.

Межжерин С. В., Лисецкий И. Ю. Генетическая структура европейского серебряного карася Carassius auratus s. l. (Cyprinidae) водоемов Украины: анализ двуполых выборок // Изв. РАН. Сер. Биол. — 2004 а. — № 6. — С. 659–697.

Межжерин С. В., Лисецкий И. Л. Генетическая структура популяций карасей (Cypriniformes, Cyprinidae, Carassius L., 1758), населяющих водоемы Среднеднепровского бассейна // Цитол. и генет. — 2004 б. — **38**, № 5. — С. 45–54.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. — М. : Пищепромиздат, 1966. — 375 с.

Черфас Н. Б. Естественная триплоидия у самок однополой формы серебряного карася (Carassius auratus gibelio Bloch) // Генетика. — 1966. — № 5. — С. 16–24.

Черфас Н. Б. Гиногенез у рыб. Гл. 7 // Генетика и селекция рыб / В. С. Кирпичников. — Л. : Наука, 1987. — С. 309–335.

Cywinska A., Hebert P. D. N. Origins of clonal diversity in the hypervariable asexual ostracode Cyprodopsis vidua // J. Evol. Biol. — 2002. — **15**, is. 1. — P. 134–142.

Jaenike J., Ausubel S., Grimaldi D. A. On the evolution of clonal diversity in parthenogentis earthworms // Pedobiologia. — 1982. — **23**, H. 4. — P. 304–310.

Kalous L., Slechthova V., Bohlen J., Petrtyl M. First European record of Carassius langsdorfii from the Elbe basin // J. Fish Biol. — 2007. — **70**, suppl. A. — P. 132–138.

Kottelat M. European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematics and comments on nomenclature and conservation // Biologia, Bratislava. — 1997. — **52**, suppl. 5. — 271 p.

Luo J., Zhang Y.-P., Zhu C. L. et al. Genetic diversity in crucian carp (Carassius auratus) // Biochem. Genet. — 1999. — **37**, N 9–10. — P. 267–279.

Marakami M., Matsuba C., Fujitani H. The maternal origins of the triploid ginbuna (Carassius auaratus langsdorfi): phylogenetic relationships within the C. auratus taxa by partial mitochondrial D-loop sequencing // Genes Genet. Syst. — 2001. — **76. —** P. 25–32.

Terhivuo J., Saura A. Allozyme variation in parthenogenetic Dendrobaena octaedra (Oligochaeta: Lumbricidae) populations of Eastern Fennoscandia // Pedobiologia. — 1990. — **34**, H. 2. — P. 113–139.

Terhivuo J., Saura A. Genic and morphological variation of the parthenogenetic earthworm Aporrectodea rosea in Southern Finland (Oligochaeta, Lumbricidae) // Ann. Zool. Fenneci. — 1993. — **30**. — P. 215—224.

Terhivuo J., Saura A. Low clonal diversity in Octolasion cyaneum (Oligochaeta: Lumbricidae) // Pedobiologia. — 2003. — **47**. — P. 434—439.

Shimuzu Y., Oshiro T., Sakaizumi M. Electrophoretic studies of diploid, triploid, and tetraploid forms of the Japanese silver crucian carp, Carassius auratus langsdorfii // Jap. J. Ichthyol. — 1993. — **40**, N 1. — P. 65—75.

Vetěsnik L., Papoušek I., Halačka K., Luskova V., Mendel J. Morphometric and genetic analysis of Carassius auratus complex from an artificial wetland in Morava River floodplain, Czech Republic // Fish. Sci. — 2007. — **73**. — P. 817—822.

Zhou L., Wang Y., Gui J. Analysis of genetic heterogeneity among five gynogenetic clones of silver crucian carp, Carassius auratus gibelio Bloch, based on detection of RAPD molecular markers // Cytogenet. Cell Genet. — 2000. — **88**. — P. 133—139.